L'œuvre scientifique de Renaud Paulian (1913-2003)

Yves CAMBEFORT
Laboratoire REHSEIS, UMR 7596, Université Paris 7,
2 place Jussieu, F-75251 Paris cedex 05 (France)
yvecambe@club-internet.fr

Henri-Pierre ABERLENC
Cirad, UMR CBGP, Campus de Baillarguet, TA A-55/L,
F-34398 Montpellier cedex 5 (France)
henri-pierre.aberlenc@cirad.fr

Cambefort Y. & Aberlenc H.-P. 2008. — L'œuvre scientifique de Renaud Paulian (1913-2003). *Zoosystema* 30 (3) : 539-546.

RÉSUMÉ
L'œuvre scientifique de Renaud Paulian (1913-2003) s'articule autour de trois axes principaux. D'abord la systématique et la phylogénie des Coléoptères, en particulier les Scarabaeoidea. Ensuite, la morphologie et la biométrie, qui retinrent son attention dans les années 1930, domaines en apparence peu importants par le nombre de publications, mais l'un des aspects les plus originaux et les plus novateurs de son œuvre. Enfin, l'écologie tropicale, la biogéographie et la faunistique, en particulier de Madagascar. Il fut l'un des pionniers de l'étude de la canopée des forêts tropicales. Sa prolificité s'est aussi manifestée à travers ses élèves, par les nombreux travaux qu'il a suscités et par la collection *Faune de Madagascar*, qui est un monument scientifique exceptionnel (92 volumes parus en 50 ans).

MOTS CLÉS
Biographie, histoire des sciences, entomologie, Coleoptera, Scarabaeoidea, biogéographie, systématique, phylogénie, écologie, forêts tropicales, canopée, Madagascar.

ABSTRACT
The scientific oeuvre of Renaud Paulian (1913-2003).
The scientific oeuvre of Renaud Paulian (1913-2003) was organized along three main axes. First, systematics and phylogeny of beetles, especially Scarabaeoidea. Second, morphology and biometrics, which he was interested in during the 1930's, apparently a secondary domain according to the number of papers, but one of the most original and innovative of Paulian's contributions. Lastly, tropical ecology, biogeography, and faunistics, especially in Madagascar. He was one of the innovators of the study of tropical forests canopy. His creativity has been demonstrated also by his students, by the many works he inspired, and by the collection *Faune de Madagascar*, an exceptional scientific monument of 92 volumes published over a period of 50 years.

KEY WORDS
Biography, science history, entomology, Coleoptera, Scarabaeoidea, biogeography, systematics, phylogeny, ecology, tropical rainforests, canopy, Madagascar.

INTRODUCTION

La première publication scientifique de Renaud Paulian date de 1932 et la dernière de 2003, année de sa mort : entre ces deux dates, séparées par 70 ans d'activité ininterrompue, s'est mise en place l'œuvre d'un des plus grands naturalistes français du XXe siècle (voir la liste complète des travaux scientifiques de Renaud Paulian dans Viette *et al.* 2006). Nous souhaitons attirer l'attention sur les principaux apports de cette œuvre, signaler ses aspects les plus importants, ceux qui ont exercé sur les biologistes de son époque une influence qui se fait encore sentir de nos jours. Dans la masse de ces quelque 560 publications, touchant des sujets extrêmement divers de la zoologie, voire de la botanique, on peut distinguer trois orientations principales, qui sont d'ailleurs plus ou moins reliées entre elles :
– la première concerne la systématique et la phylogénie des Coléoptères : ces groupes et ces sujets ont passionné Renaud Paulian toute sa vie ; ils formaient le fond de sa conversation scientifique et ils ont fourni la matière de la majorité de ses travaux ;
– la deuxième, qui retint son attention dans les années 1930, pourrait être qualifiée de morphologique et biométrique : bien qu'elle semble avoir été peu importante, en nombre de travaux publiés, elle n'en représente pas moins l'un des aspects les plus originaux et les plus novateurs de l'apport de Renaud Paulian ;
– enfin, la troisième orientation est celle de l'écologie tropicale, de la biogéographie et de la faunistique ; elle lui tenait tout spécialement à cœur, comme aussi le territoire sur lequel elle s'est exercée pour l'essentiel : Madagascar.

SYSTÉMATIQUE ET PHYLOGÉNIE

Entré à la Société entomologique de France dès 1929, à l'âge de 16 ans, Renaud Paulian indiquait comme spécialisation les « Coléoptères Scarabéides du globe ». Cette orientation systématique ne s'est jamais démentie et Paulian fut l'un des auteurs ayant publié le plus grand nombre de travaux sur la superfamille des Scarabaeoidea. Parmi les Scarabaeidae coprophages (Laparosticti Erichson, 1847), auxquels il porta l'intérêt le plus soutenu, il s'attacha d'abord aux espèces innombrables et difficiles du grand genre *Aphodius* Illiger, 1798. Il fut le premier à le subdiviser en genres plus petits, établis notamment sur la base des genitalia mâles, les « édéages » chers à René Jeannel (Paulian 1942). Ce travail résultait, outre l'étude des collections parisiennes, de celle du matériel récolté dans l'ex-Parc national Albert, en République démocratique du Congo, qui lui avait été communiqué par son collègue et ami du Musée royal de Bruxelles, André Janssens (1906-1954). La systématique actuelle des Aphodiidae Leach, 1815 repose encore en grande partie sur ces travaux fondateurs (Dellacasa *et al.* 2001). Plus généralement, on peut dire que Paulian a suscité par ses travaux la vocation de toute une école de spécialistes des Scarabaeidae *sensu lato*, en France et dans le monde.

En véritable systématicien, Paulian s'intéressait aux groupes anciens, qu'il appelait parfois « gondwaniens », à la suite de Jeannel (même si, comme on va le voir, il ne se montra pas toujours fidèle aux idées de celui-ci). C'est ainsi qu'il réalisa, dès ses débuts, une série de travaux sur les Scarabaeidae Canthonini Van Lansberge, 1874. Le groupe est bien représenté à Madagascar ; mais Paulian, manquant de temps, dut abandonner en 1953 la révision des taxons malgaches à un collaborateur, Émile Lebis. Ce n'est qu'à partir des années 1970 qu'il fut en mesure de reprendre l'étude du groupe, non seulement pour Madagascar, mais aussi pour d'autres régions du monde : Afrique continentale, Inde, Nouvelle-Calédonie, Nouvelle-Guinée, etc. Les Scarabaeidae coprophages endémiques de Madagascar sont actuellement l'objet de travaux intensifs, dans la suite directe de ceux de Paulian, et parmi lesquels il faut citer ceux de Montreuil (2003a, b, 2004, 2005a-d, 2006, 2007, sous presse), de Montreuil & Viljanen (2007), etc.

Outre la systématique proprement dite, Paulian se préoccupait de phylogénie, en particulier des rapports relatifs entre les nombreuses petites familles de Laparosticti : Chironidae Blanchard, 1845, Hybosoridae Erichson, 1847, Orphnidae Erichson, 1847, et surtout Ceratocanthidae Martínez, 1968, famille sur laquelle il a travaillé sans discontinuer de 1937 à 1999. Il découvrit même à Madagascar une

famille endémique de Laparosticti, les Belohinidae Paulian, 1959, qui complique encore le problème (Paulian 1959) ! Quand la connaissance des taxons et des méthodes était rudimentaire, il osa proposer une phylogénie (Paulian 1933) ; plus tard, mieux instruit, il ne s'y risqua plus ; mais la question revenait très souvent dans sa conversation et il se passionnait pour toutes les tentatives tendant à y répondre. Les nombreux travaux actuels qui tentent de résoudre ce problème se placent dans la continuité de ses travaux. Pour ce qui est des groupes malgaches, l'emploi des méthodes cladistiques confirme en grande partie ses intuitions (Orsini *et al.* 2007).

Renaud Paulian a décrit de très nombreux taxons, surtout dans l'ordre des Coléoptères ; mais on lui en a dédié un nombre plus grand encore, dans tout le règne animal voire végétal, y compris quelque 30 genres, ce qui a posé des problèmes aux nomenclateurs en vertu du principe qu'un nom générique ne peut être utilisé qu'une fois. D'où un certain nombre de combinaisons, plus ou moins heureuses, dont Viette (2004) donne une liste exhaustive. Par ailleurs, son talent de synthèse lui permit de rédiger un ouvrage d'ensemble sur les coléoptères, qui traite non seulement de leur systématique mais aussi de leur biologie (Paulian 1943) ; la version refondue et mise à jour de cet ouvrage représente un des traités les plus complets qui leur aient jamais été consacrés (Paulian 1988).

MORPHOLOGIE ET BIOMÉTRIE

L'étude morphologique des insectes représentait naguère le travail de base de l'entomologiste, celui qui lui fournissait la totalité des caractères utilisés pour leur reconnaissance. C'est en grande partie le cas encore aujourd'hui, même si de nouveaux caractères ont fait leur apparition (chromosomes, molécules, séquençage de gènes, etc.). Renaud Paulian attachait une importance particulière à la morphologie larvaire : ce fut le sujet de sa thèse de sciences, soutenue à la Sorbonne et consacrée pour diverses raisons non pas à la superfamille des Scarabaeoidea mais à celle des Staphylinoidea Latreille, 1802 (Paulian 1941). Ces deux groupes sont d'ailleurs très proches, comme l'ont confirmé les travaux modernes. Cette étude, complétée par celle de la morphologie abdominale des adultes, permit à Paulian de concevoir, en collaboration avec René Jeannel, une classification « naturelle » des Coléoptères, qui auraient été divisés en quatre sous-ordres : 1) Heterogastra Jeannel & Paulian, 1944 ; 2) Haplogastra Forbes, 1926 ; 3) Archostemata Kolbe, 1901 ; et 4) Adephaga Clairville, 1806 (Jeannel & Paulian 1944). Mise en pratique dans les chapitres sur ces groupes que les deux hommes rédigèrent dans le monumental *Traité de Zoologie* dirigé par Pierre-Paul Grassé (Jeannel & Paulian 1949), cette classification a été confirmée dans ses grandes lignes par des études phylogéniques récentes (Whiting 2004). Mais Paulian dut interrompre ces travaux lorsqu'il partit pour Madagascar, en 1947. Ce n'est qu'à partir des années 1970, une fois encore, qu'il put reprendre les études morphologiques des larves de Scarabaeoidea, grâce à la collaboration de Jean-Pierre Lumaret.

Outre la morphologie proprement dite, Paulian s'est intéressé à partir des années 1930 aux recherches de biométrie ou morphométrie, sous l'influence de Georges Teissier (1900-1972), plus connu pour ses études ultérieures sur la génétique des populations, qui fut de 1946 à 1950 l'un des premiers directeurs du CNRS. Le problème précis qu'il se posait – à la suite de ses études sur les Scarabaeoidea, chez lesquels ce phénomène est très répandu – est celui de l'« allométrie », le fait que les caractères sexuels secondaires (généralement chez les mâles, rarement chez les femelles) soient proportionnellement plus marqués dans les grands individus que dans les petits, mais pas d'une façon uniforme ou homogène. Paulian a consacré à ce problème une série de publications, notamment une remarquable étude publiée dans la collection que dirigeait alors Teissier (Paulian 1935). On ne peut qu'être admiratif devant ces travaux, mathématiquement complexes, réalisés sans l'apport des ressources informatiques dont nous ne saurions plus nous passer… Ces recherches ont contribué à préparer celles que mène depuis quelques années Douglas Emlen sur l'évolution du dimorphisme sexuel chez les Scarabaeidae, en particulier dans le genre *Onthophagus* Latreille, 1802, et la genèse des « cornes » des mâles (Emlen *et al.* 2005a, b).

ÉCOLOGIE, BIOGÉOGRAPHIE, FAUNISTIQUE

Écologie et faunistique en France et dans les territoires d'outre-mer

L'une des premières découvertes de Renaud Paulian adolescent fut celle d'un grand « Scarabée sacré » (*Scarabaeus typhon* (Fischer-Waldheim, 1823)) à l'île d'Yeu, où ses parents avaient une propriété. Cette observation étendait notablement vers le nord l'aire de répartition d'une espèce normalement méditerranéenne ; elle joua un rôle significatif dans la vocation du jeune entomologiste, qui s'attacha dès lors à collecter méthodiquement les Coléoptères de l'île afin d'en dresser un « catalogue critique ». Ce fut son premier travail scientifique, qu'il présenta à la Société entomologique de France peu après y avoir été admis en 1929. Mais il fut refusé et dut faire l'objet d'une refonte complète avant d'être publié cinq ans plus tard par une société savante locale (Paulian 1934). La présence d'un scarabée méditerranéen dans une île atlantique incita le futur biogéographe, n'en doutons pas, à se poser bien des questions. En fait, l'espèce n'était pas présente sur toute l'île, ni même dans tous les endroits fréquentés par les grands Mammifères (chevaux, brebis) dont elle exploite les déjections, mais seulement en certains points précis, caractérisés par leur sol et leur végétation : il existait donc une microrépartition, de nature écologique, qui se superposait à la macrorépartition, de nature réellement géographique. Pour le dire autrement, il était possible de discerner une distribution « micro-insulaire » à l'intérieur d'une distribution « macro-insulaire ». Il est probable que ce concept d'insularité ait joué un rôle décisif – aux niveaux à la fois symbolique (sans doute inconscient) et scientifique – dans l'intérêt que Paulian montra toute sa vie pour les questions biogéographiques et écologiques d'une part, et pour les « îles » (au sens propre ou au sens figuré) d'autre part.

Parmi ses travaux de faunistique, il faut noter ceux portant sur la faune de France. Dès 1936, Jeannel avait attiré son attention sur l'importance d'offrir aux amateurs, voire aux spécialistes, des travaux offrant toutes les garanties d'exactitude et de modernité. Jeannel lui-même était en plein processus d'élaboration des deux volumes monumentaux consacrés aux Coléoptères carabiques, qui allaient former les n°s 39 et 40 de la série *Faune de France* (avec un supplément postérieur, le n° 51). Paulian se mit au travail avec l'ardeur qui le caractérisait et réussit à terminer le volume des Scarabéides (n° 38) en mai 1940 ; il parut en 1941, avant les deux volumes de Jeannel (Paulian 1941) ! Ce travail très apprécié fit l'objet d'une réédition (Paulian 1959d) et d'une refonte, avec la collaboration de Jacques Baraud (Paulian & Baraud 1982).

Conformément à l'idéologie de son époque, René Jeannel avait aussi lancé une collection de monographies consacrées à la « Faune de l'Empire français ». Il sollicita une nouvelle fois la collaboration de Paulian et celui-ci fit paraître un remarquable volume, première partie d'une étude sur les Scarabaeoidea d'Indochine (Paulian 1945) (la deuxième partie sera publiée, alors que Paulian est très occupé à Madagascar, par les soins de Pierre Viette et d'André Descarpentries [Paulian 1959b, c, 1960, 1961b]), puis une révision du même groupe dans les Antilles françaises (Paulian 1947a).

Écologie africaine : exploration de la canopée des forêts pluviales

Envoyé au Cameroun par Jeannel en 1939, Paulian put observer à la fois le caractère insulaire des montagnes de ce pays et le caractère micro-insulaire des *Lobelia* qui caractérisent la végétation montagnarde, ce qui confirma et renforça son intérêt pour les questions biogéographiques et écologiques. C'est peut-être aussi lors de cette mission qu'il se prit d'affection pour les régions tropicales, spécialement forestières. Nous nous souvenons d'avoir surpris une conversation entre Renaud Paulian et Maxime Lamotte, dans les années 1990 : ce dernier louait la beauté et l'intérêt scientifique des savanes africaines, à quoi Paulian rétorquait que lui-même était « un homme de la forêt ».

Durant l'été 1945, dans les conditions difficiles de l'immédiat après-guerre, il organisa une mission en Côte d'Ivoire dont le but était de reprendre l'exploration de la strate supérieure de la forêt tropicale, la désormais fameuse « canopée », qu'on appelait alors « la voûte ». Où en avait-il trouvé l'idée ? Lui-même cite, pêle-mêle, le poète comique grec Aristophane et sa comédie *Les Oiseaux*, le corsaire

sir Francis Drake, mais surtout des exemples plus récents, comme celui de l'administrateur colonial Géo Favarel, entomologiste amateur au Gabon, qui avait installé dès 1917 une plate-forme de chasse aux insectes dans un gigantesque « Bilinga ». Paulian modifia le dispositif décrit par Favarel, remplaçant l'« escalier en colimaçon », fait de grands clous galvanisés enfoncés en hélice tout autour de l'arbre, par un « ascenseur », un vénérable treuil de récupération qui permettait de hisser une cage en bambou… et ses passagers, à l'aide d'une corde mue par « une équipe de quatre manœuvres », jusqu'à près de 40 mètres de hauteur, dans les frondaisons d'un immense *Parinari excelsa*, où divers aménagements permettaient un parcours à la fois horizontal et vertical jusqu'à une plate-forme également en bambous, installée à 45 mètres au-dessus du sol. Ces dangereux bricolages seraient inimaginables aujourd'hui ! Grâce à cet « outillage de marché aux puces », pour reprendre ses propres mots, Paulian et ses collaborateurs purent réaliser les premières observations et mesures écologiques jamais faites dans la canopée africaine. Ils y mirent notamment en évidence l'existence de « sols suspendus » (à la bifurcation des grandes branches ou dans les épiphytes), qui fonctionnent comme des îlots dans l'océan des frondaisons. Leurs trouvailles étaient suffisamment remarquables pour faire l'objet d'un article dans le périodique anglais *Nature* et d'un ouvrage qui est devenu un classique (Paulian 1946, 1947). Bien qu'une série d'autres publications aient été consacrées aux résultats de cette mission, Paulian ne put pas sans doute en tirer tout le parti qu'elle méritait, ni revenir sur le terrain pour la compléter, car il partit pour Madagascar en juin 1947.

Cette question de la canopée ne cessa pourtant jamais de l'intéresser. Il accueillit donc avec enthousiasme l'essor considérable pris à partir de 1986 par l'étude de la canopée, qualifiée de « nouvelle frontière » de la biologie. De nouveaux dispositifs, plus sûrs et plus efficaces, ont remplacé sa précaire « cage » pour accéder à cet environnement suspendu et y travailler en toute sécurité : équipements d'escalade, passerelles, grues, « Radeau des Cimes » (dont le nom témoigne bien du caractère océanique de ce milieu biologique), Luge des Cimes, Icos, Bulle à Hélium, Arboglisseur…

Biogéographie et faunistique de Madagascar

Si le terrain d'étude de Renaud Paulian était le monde, c'est incontestablement Madagascar qui était au centre de la géographie de son cœur et de ses préoccupations de biogéographe. Dès qu'il posa le pied sur la grande île en juin 1947, il fut séduit par cette « terre de promission » des naturalistes, pour reprendre l'expression employée par Commerson en 1771 (cité par Rambaud 1886: 335), et que lui-même aimait à rappeler. Malgré les lourdes charges et les multiples problèmes administratifs, il trouva le temps d'explorer sans relâche ce « sanctuaire, où la nature s'est retirée pour travailler sur d'autres modèles que ceux auxquels elle s'est asservie ailleurs » (Commerson). Il observa, récolta, étudia, expédia au Muséum des masses de matériaux, notamment des Coléoptères et des Arachnides, groupes qui intéressaient à des titres divers ses deux « patrons », respectivement René Jeannel et Jacques Millot. Paulian fut ainsi la cause indirecte d'une polémique entre les deux hommes, en désaccord sur les origines et les modalités de répartition de la faune malgache. Pour Jeannel, tout reposait sur les théories « mobilistes » de Wegener : Madagascar était un des restes de la plaque gondwanienne, ce qui expliquait presque complètement l'origine de sa faune ; pour Millot, c'était dans les données environnementales récentes ou actuelles qu'il fallait rechercher, tout simplement, les facteurs essentiels du peuplement animal. Paulian était déchiré entre eux, ne sachant pas – et sans doute ne voulant pas – prendre parti. Les échos de cette querelle résonnent en sourdine dans sa thèse de géographie (Paulian 1961a) soutenue à la Sorbonne : *La zoogéographie de Madagascar et des îles voisines*. En fait, il fut d'abord plus sensible aux arguments de Millot, et c'est en grande partie le schéma de celui-ci qu'il adopta en 1961, avec toutes les précautions oratoires nécessaires pour ne pas heurter Jeannel. Peu à peu, cependant, les théories de Wegener furent de mieux en mieux établies, et la tectonique des plaques leur apporta enfin la consécration. En véritable savant et honnête homme, Paulian modifia graduellement son opinion ; mais jusqu'au bout, cette question demeura douloureuse : à l'impossibilité de ne jamais connaître la véritable histoire s'ajoutait la crainte d'être infidèle à l'un ou à l'autre de ses deux maîtres, et peut-être le remords

d'avoir trop vite et injustement rejeté l'opinion de Jeannel. Quoi qu'il en soit, la connaissance de la faune malgache reçut grâce à Paulian une impulsion puissante : pas moins de 3500 espèces nouvelles auraient ainsi été décrites entre 1947 et 1961, et de nombreuses autres par la suite, toujours de par son action directe ou indirecte (Viette 2004). Cette connaissance eut comme vecteurs privilégiés les *Mémoires de l'Institut scientifique de Madagascar* (dont le premier volume, daté de 1947, parut en 1948), le *Naturaliste malgache* (à partir de 1949), enfin et surtout la série *Faune de Madagascar*.

Revenons en arrière. C'est au XVIIe siècle qu'on peut situer la première prise de conscience du caractère particulier de la nature malgache, avec l'*Histoire de la grande isle Madagascar* d'Étienne de Flacourt (1658). Au XVIIIe siècle, Commerson en avait été frappé, malgré la brièveté de son séjour. Au XIXe siècle et au début du XXe, on doit signaler les 34 volumes grand in-4o de l'*Histoire naturelle, physique et politique de Madagascar*, éditée par Alfred Grandidier à partir de 1875 (et poursuivie par son fils Guillaume). Un inventaire floristique moderne a été lancé en 1936, avec le premier volume de la *Flore de Madagascar et des Comores* (qui en compte actuellement une centaine). Mais la faune malgache est si riche, si extraordinaire, si différente de tout ce qui est connu par ailleurs, que son inventaire était encore bien fragmentaire en 1947. Dès son arrivée, Paulian avait donc pensé à des monographies faunistiques, comme celles auxquelles il avait collaboré pour la France métropolitaine et les territoires d'outre-mer ; mais ce n'est qu'en 1956 qu'il put mettre ce projet à exécution. Pierre Viette (2004) explique dans quelles circonstances les volumes 1 à 15 de la *Faune de Madagascar* ont été publiés entre 1956 et 1962 par l'Institut scientifique de Madagascar, et comment lui-même a sauvé la publication en la prenant en charge jusqu'en 1972 (volumes 16 à 34). À cette date, Paulian la reprit (avec la collaboration de Viette) jusqu'en 1999 (volumes 35 à 89). En janvier 2000, Paulian proposa que le Cirad, l'IRD (ex-ORSTOM) et le Muséum de Paris s'associent pour coéditer la *Faune de Madagascar*. Le projet fut lancé, et une convention signée en mars 2001 entre ces trois institutions. En septembre 2001, l'un de nous (HPA) devint rédacteur en chef de la série, qui prit un nouveau départ en février 2003 avec la parution du volume 90 (Huchet 2003), consacré à un groupe de Coléoptères Scarabaeoidea auquel Paulian s'intéressait particulièrement : il eut la joie de fêter cet événement à Bordeaux quelques mois avant son décès. Depuis lors, la « Faune » poursuit son existence : les volumes 91 et 92 sont parus, d'autres sont en préparation et paraîtront prochainement.

Même si elle ne couvre pas encore de façon satisfaisante tous les groupes zoologiques, la *Faune de Madagascar* n'en représente pas moins une des contributions les plus significatives à la connaissance de cet écosystème unique. Elle est sans aucun doute l'œuvre majeure de Renaud Paulian et son apport scientifique principal. Il a lui-même tenté d'en faire la synthèse, dans son ouvrage déjà cité *La zoogéographie de Madagascar et des îles voisines* (Paulian 1961a), qui restera longtemps un classique, cité comme tel dans les grands ouvrages récents (Goodman & Benstead 2003). Mais la nature malgache est malheureusement très menacée : il faut espérer que la *Faune de Madagascar*, avec la masse considérable d'informations qu'elle renferme, pourra contribuer à la conservation de cette « terre promise ».

Remerciements
Les auteurs remercient chaleureusement Pierre Viette, qui a bien voulu relire et commenter cette note.

RÉFÉRENCES

DELLACASA G., BORDAT P. & DELLACASA M. 2001. — A revisional essay of world genus-group taxa of Aphodiinae (Coleoptera Aphodiidae). *Memorie della Società entomologica italiana* 79: 3-482.

EMLEN D. J., MARANGELO J., BALL B. & CUNNINGHAM C. W. 2005a. — Diversity in the weapons of sexual selection: horn evolution in the beetle genus *Onthophagus* (Coleoptera: Scarabaeidae). *Evolution* 59 (5): 1060-1084.

EMLEN D. J., HUNT J., SIMMONS L. W., 2005b. — Evolution of sexual dimorphism and male dimorphism in the expression of beetle horns: phylogenetic evidence for modularity, evolutionary lability, and constraint. *The American Naturalist* 166: S42-S68.

FLACOURT É. DE 1658. — *Histoire de la grande isle Madagascar*. Alexandre Lesselin, Paris, 384 p.

GOODMAN S. M., BENSTEAD J. P. 2003. — *The Natural*

History of Madagascar. The University of Chicago Press, Chicago, xxii + 1709 p.

HUCHET J.-B. 2003. — Insecta Coleoptera Chironidae. *Faune de Madagascar* 90. Muséum national d'Histoire naturelle, Paris ; Cirad ; IRD, Montpellier, 91 p.

JEANNEL R. & PAULIAN R. 1944. — Morphologie abdominale des Coléoptères et systématique de l'ordre. *Revue française d'Entomologie* 11 (2): 65-110.

JEANNEL R. & PAULIAN R. 1949. — Ordre des Coléoptères (Coleoptera Linné, 1758). Partie systématique. Premier sous-ordre : Heterogastra Jeannel & Paulian, 1944. Deuxième sous-ordre : Haplogastra Forbes, 1926, in GRASSÉ P.-P. (ed.), *Traité de Zoologie*, IX. Masson et Cie, Paris: 892-1026.

MONTREUIL O. 2003a. — Contribution à l'étude des Canthonini malgaches : description de deux nouveaux *Pseudarachnodes* Lebis, 1953 (Coleoptera : Scarabaeidae). *Revue française d'Entomologie* (N.S.), 25 (3): 113-116.

MONTREUIL O. 2003b. — Contribution à l'étude des Canthonini malgaches (2e note) : description de deux nouveaux *Aleiantus* Olsoufieff, 1947 (Coleoptera : Scarabaeidae). *Revue française d'Entomologie* (N.S.), 25 (3): 143-146.

MONTREUIL O. 2004. — Contribution à l'étude des Canthonini malgaches (3e note) : description de deux *Apotolamprus* Olsoufieff, 1947, et mises au point taxonomiques et nomenclaturales (Coleoptera : Scarabaeidae). *Revue française d'Entomologie* (N.S.), 26 (2): 67-72.

MONTREUIL O. 2005a. — Contribution à l'étude des Canthonini malgaches (4e note) : deux nouveaux *Apotolamprus* Olsoufieff, 1947 (Coleoptera : Scarabaeidae). *Revue française d'Entomologie* (N.S.), 27 (1): 1-4.

MONTREUIL O. 2005b. — New *Helictopleurus* d'Orbigny, 1915 from Madagascar and review of the "*semivirens* group" *sensu* Lebis, 1960 (Insecta, Coleoptera, Scarabaeidae, Oniticellini). *Zoosystema* 27 (1): 123-135.

MONTREUIL O. 2005c. — Contribution à l'étude du genre *Helictopleurus* d'Orbigny, 1915 (Coleoptera, Scarabaeidae). *Bulletin de la Société entomologique de France* 110 (4-5): 373-376.

MONTREUIL O. 2005d. — Contribution à l'étude des Canthonini malgaches (5e note) : description de nouveaux *Aleiantus* Olsoufieff, 1947 (Coleoptera : Scarabaeidae). *Revue française d'Entomologie* (N.S.), 27 (4): 153-160.

MONTREUIL O. 2006. — Contribution à l'étude des Canthonini malgaches (6e note) : description de nouvelles espèces du genre *Arachnodes* Westwood, 1847, et mises au point taxonomiques et nomenclaturales (Coleoptera : Scarabaeidae). *Revue française d'Entomologie* (N.S.), 28 (3): 97-110.

MONTREUIL O. 2007. — Nouveaux *Helictopleurus* d'Orbigny, 1915 (Coleoptera, Scarabaeidae). *Bulletin de la Société entomologique de France* 112 (1): 79-84.

MONTREUIL O. Sous presse. — Contribution à l'étude des Canthonini malgaches (8e note) : nouveaux *Apotolamprus* Olsoufieff, 1947 (Coleoptera : Scarabaeidae : Epilissini). *Revue française d'Entomologie* (N.S.).

MONTREUIL O., VILJANEN H. 2007. — Contribution à l'étude des Canthonini de Madagascar (7e note) : mises au point taxonomiques et nomenclaturales dans le genre *Nanos* Westwood, 1847 (Coleoptera: Scarabaeidae). *Revue française d'Entomologie* 29: 1-10.

ORSINI L., KOIVULEHTO H., HANSKI I. 2007. — Molecular evolution and radiation of dung beetles in Madagascar. *Cladistics* 23: 145-168.

PAULIAN R. 1933. — Essai d'une phylogénie des Lamellicornes coprophages. *Entomologisches Nachrichtenblatt* 7: 103-108.

PAULIAN R. 1934. — Catalogue des coléoptères de l'île d'Yeu (Vendée). *Bulletin de la Société des Sciences naturelles de l'Ouest de la France* 5 (4): 99-150.

PAULIAN R. 1935. — *Le polymorphisme des mâles de Coléoptères*. Actualités scientifiques et industrielles, 255. Exposés de biométrie et de statistique biologique publiés sous la direction de Georges Teissier, VI. Hermann & Cie, Paris, 35 p.

PAULIAN R. 1941a. — *Les premiers états des Staphylinoidea [Coleoptera]. Étude de morphologie comparée*. Thèse de Doctorat ès sciences, Université de Paris-Sorbonne, France (publiée dans les *Mémoires du Muséum national d'Histoire naturelle* (Nouvelle Série), 15: 1-367).

PAULIAN R. 1941b. — Coléoptères Scarabéides. *Faune de France* 38. Lechevalier, Paris, 240 p., 445 figs.

PAULIAN R. 1942. — Aphodiinae (Coleoptera Lamellicornia) Fam. Scarabaeidae. *Exploration du Parc national Albert* 35: 1-143, 2 cartes, 23 pls.

PAULIAN R. 1943. — *Les coléoptères : formes, mœurs, rôles*. Payot, Paris, 396 p., 164 figs, 14 pls.

PAULIAN R. 1945. — Coléoptères Scarabéides de l'Indochine (première partie). *Faune de l'Empire français*, 3. Larose, Paris, 228 p., 105 figs, carte dépl.

PAULIAN R. 1946. — Preliminary survey of the West African Rain-Forest Canopy. *Nature* 157: 877.

PAULIAN R. 1947a. — Scarabaeidae, *in* FLEUTIAUX E., LEGROS C., LEPESME R., PAULIAN R. (eds), *Coléoptères des Antilles* (volume I). Éditions du Muséum, Paris; Larose, Office de la Recherche scientifique coloniale, Faune de l'Empire français, 7: 17-84.

PAULIAN R. 1947b. — *Observations écologiques en forêt de basse Côte d'Ivoire*. Lechevalier, Paris, 148 p., 52 figs, 2 pls.

PAULIAN R. 1959a. — Un nouveau coléoptère Scarabéide de Madagascar, type d'une nouvelle sous-famille. *Le Naturaliste malgache* 10 (1-2): 39-46 (daté 1958, publié en 1959).

PAULIAN R. 1959b. — Coléoptères Scarabéides de l'Indochine (Rutélines et Cétonines). *Annales de la Société entomologique de France* 127: 73-105 (daté 1958, publié en 1959).

PAULIAN R. 1959c. — Coléoptères Scarabéides de l'Indochine (Rutélines et Cétonines) (suite). *Annales de la Société entomologique de France* 128: 35-136.

PAULIAN R. 1959d. — Coléoptères Scarabéides. 2e édition. *Faune de France* 63. Lechevalier, Paris, 298 p., 445 figs.

PAULIAN R. 1960. — Coléoptères Scarabéides de l'Indochine (Rutélines et Cétonines) (suite). *Annales de la Société entomologique de France* 129: 137-223.

PAULIAN R. 1961a. — *La zoogéographie de Madagascar et des îles voisines*. Thèse de Doctorat ès lettres, option Géographie, Université de Paris-Sorbonne, France (publiée dans *Faune de Madagascar* XIII, 485 p., 122 figs, 23 pls, 3 cartes).

PAULIAN R. 1961b. — Coléoptères Scarabéides de l'Indochine (Rutélines et Cétonines) (suite et fin). *Annales de la Société entomologique de France* 130: 225-271.

PAULIAN R. 1988. — *Biologie des coléoptères*. Lechevalier, Paris, xii + 720 p., 208 figs, 12 pls.

PAULIAN R. & BARAUD J. 1982. — Lucanoidea et Scarabaeoidea. *Faune des Coléoptères de France*, II. Lechevalier Paris, 478 p., 185 figs, 16 pls.

RAMBAUD A. (ed.) 1886. — La France coloniale : histoire, géographie, commerce. Armand Colin, Paris, xxxviii + 714 p., 12 cartes.

VIETTE P. 2004. — « *In memoriam* » Renaud Paulian (1913-2003). *L'Entomologiste* 59 (5-6): 143-171 (daté 2003, publié en 2004).

VIETTE P., ABERLENC H.-P., CAMBEFORT Y., DECHAMBRE R.-P. 2006. — *Liste des publications de Renaud Paulian (1913-2003).* Chez le premier auteur, 56 p.

WHITING M. 2004. — Phylogeny of the holometabolous insects, *in* CRACRAFT J. & DONOGHUE M. J. (eds), *Assembling the Tree of Life*. Oxford University Press, Oxford: 345-361.